Zitteliana	10	293–307	München, 1. Juli 1983	ISSN 0373 – 9627

Zur Paläobiogeographie von Belemniten der Unter-Kreide in NW-Europa[1])

Von

JÖRG MUTTERLOSE, FRIEDRICH SCHMID & CHRISTIAN SPAETH*)

Mit 6 Abbildungen und 7 Tabellen

KURZFASSUNG

Kennzeichnend für die zeitliche Abfolge der Belemniten-Faunen in der borealen NW-europäischen Unter-Kreide war ein Wechsel in der Vorherrschaft warm- und kaltwasserabhängiger Formen. Im Zusammenhang mit der Öffnung des borealen Meeres zur Tethys erfolgte im Unter-Hauterive und im Unter-Apt die Masseneinwanderung von Arten der ursprünglich tethyalen Gattungen *Hibolites* MONTFORT und *Neohibolites* STOLLEY.

Im Ober-Hauterive NW-Europas (NE-England und N-Deutschland) unterlagen die Hiboliten einer autonomen Entwicklung, wie sie auch an eingewanderten Ammoniten feststellbar ist. Während es bei den Hiboliten zur Ausbildung neuer, von der Tethys unabhängiger Arten kam, stehen die Neohiboliten des Apt und Alb aufgrund anderer paläogeographischer Gegebenheiten immer mit den Tethys-Formen genetisch in Verbindung. Im Gegensatz dazu stehen Belemniten der Gattungen *Duvalia* BAYLE & ZEILLER und *Berriasibelus* DELATTRE, die, ebenfalls aus der Tethys kommend, im tiefen Ober-Hauterive und Ober-Apt NW Europa erreichten. Sie traten nur kurzfristig auf und zeigten auch keine eigenständige Entwicklung. Umgekehrt ist eine Einwanderung von Arten der borealen Gattungen *Acroteuthis* STOLLEY, *Praeoxyteuthis* MUTTERLOSE, *Aulacoteuthis* STOLLEY und *Oxyteuthis* STOLLEY in die Tethys bisher nicht nachgewiesen. Die im Berrias, Valangin und Unter-Hauterive auftretende Unter-Gattung *Acroteuthis (Acroteuthis)* STOLLEY hat ihr Entwicklungszentrum in NW-Europa.

Lediglich im höheren Ober-Hauterive erfolgte die Einwanderung der borealen Belemniten *Acroteuthis (Boreioteuthis)* SAKS & NALNYAEVA und *Praeoxyteuthis* von N in das NW-europäische Becken. Die Oxyteuthinae unterlagen im Barrême in NW-Europa einer selbständigen Entwicklung.

In Abhängigkeit von den paläogeographischen Verhältnissen sind in der NW-europäischen Unter-Kreide die hier heimischen arktisch-borealen Belemniten *(Acroteuthis, Praeoxyteuthis, Aulacoteuthis* und *Oxyteuthis)* zu finden, die gemeinsam mit den eurythermen Warmwassergattungen *Hibolites* und *Neohibolites* auftreten. Diese ihrerseits kamen durchaus mit den streng tethyalen Gattungen *Duvalia* und *Berriasibelus* gemeinsam vor. Dagegen schlossen sich die arktisch-borealen und die tethyal gebliebenen Formen in ihrem Auftreten streng aus.

ABSTRACT

A characteristic feature of the succession of belemnite faunas in the N. W. European (N. E. England and N. Germany) Lower Cretaceous was an alteration in the dominance of warm- and cold-water forms. As a result of the opening of the boreal ocean into the Tethys, a mass migration of the Tethyan genera *Hibolites* MONTFORT and *Neohibolites* STOLLEY took place in the Lower Hauterivian and the Lower Aptian respectively.

In the Upper Hauterivian, the genus *Hibolites,* in common with some of the ammonite genera, underwent differential speciation in the two provinces. While *Hibolites* evolved new species independent from those of the Tethys, N. W. European *Neohibolites* of the Aptian and Albian, because of their palaeogeographical situation, remained genetically much more closely related to the Tethyan species. In contrast to *Hibolites,* the Tethyan genera *Duvalia* BAYLE & ZEILLER and *Berriasibelus* DELATTRE, appeared only for a short time in the boreal province, and underwent no independent speciation.

[1]) Diese Untersuchung wurde im Rahmen des DFG-Programmes „NW-deutsches Barrême" gefördert.

*) J. MUTTERLOSE, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität, Callinstraße 30, D-3000 Hannover 1; F. SCHMID, Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung, Stilleweg 2, D-3000 Hannover 51; CHR. SPAETH, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität, Bundesstraße 55, D-2000 Hamburg 13.

No comparable incursion into the Tethyan province of the species of the boreal genera *Acroteuthis* Stolley, *Praeoxyteuthis* Mutterlose, *Aulacoteuthis* Stolley and *Oxyteuthis* Stolley has yet been demonstrated. In fact, the N. W. European Berriasian, Valanginian and Lower Hauterivian subgenus *Acroteuthis (Acroteuthis)* Stolley had its centre of speciation in N. W. Europe.

It is the latest Hauterivian that a migration of the boreal taxa *Acroteuthis (Boreioteuthis)* Saks & Nalnyaeva and *Praeoxyteuthis* into the N. W. European basin took place from the north. The Oxyteuthinae, however, underwent an independent evolutionary development in this latter area. As a result of palaeogeographical relationships, endemic arctic boreal taxa such as *Acroteuthis, Praeoxyteuthis, Aulacoteuthis* and *Oxyteuthis* occur in the N. W. European Lower Cretaceous together with the eurythermal warm water genera *Hibolites* and *Neohibolites*. The latter genera occured together with the strictly Tethyan genera *Duvalia* and *Berriasibelus*, but these are never found with the strictly arctic boreal taxa.

1. EINFÜHRUNG

In den letzten Jahren haben sich eine Reihe von Autoren mit der Entstehung und Definition paläobiogeographischer Reiche und Provinzen beschäftigt, u. a. in den Schwerpunktbänden Middlemiss, Rawson & Newall (1971), Hallam (1973), Casey & Rawson (1973), Hughes (1973).

Die paläobiogeographische Verteilung verschiedener Belemnitenfaunen wurde in der jüngsten Zeit durch Saks & Nalnyaeva (1972), Stevens (1973) und Christensen (1976) beschrieben.

Hier werden die Belemnitenvergesellschaftungen der NW-europäischen Unter-Kreide im einzelnen aufgeführt. Diese zeichnen sich durch einen Wechsel der Einflüsse von Tethys und borealem Reich aus. Bei den Belemnitenarten treten unterschiedliche, an Trans- bzw. Regressionen gebundene Migrationswellen auf, die sich in entsprechenden Vertikalreichweiten widerspiegeln. Obwohl es sich bei den Belemniten um nektonische Formen handelt, zeigen sich Endemismen auf dem Familien-Niveau. Das boreale Reich ist durch die Cylindroteuthinae, die Tethys durch die Belemnopseidae und Duvaliidae gekennzeichnet. Ähnliche Verteilungsmuster ergeben sich für andere Tiergruppen, z. B. Ammoniten (Rawson, 1981; Kemper, Rawson & Thieuloy, 1981) und Brachiopoden (Middlemiss, 1979), die jedoch im Detail von unseren Beobachtungen abweichen.

Die Begriffe „Reiche" etc., die in dieser Arbeit nur auf die durch unterschiedliche Belemnitenvergesellschaftungen charakterisierten biogeographischen Räume bezogen sind, werden in hierarchischer Reihenfolge benutzt: Reich, Provinz, Subprovinz.

Die Abbildungen 1–6, die die paläobiogeographische Verteilung der einzelnen Belemnitengattungen und Untergattungen für die entsprechenden Stufen zeigen, wurden durch die Tabellen 1–7 ergänzt. In diesen Tabellen sind alle uns bekannten Arten der Belemnitida aufgeführt, auch Vertreter der Diplobelidae, die im Text nicht weiter diskutiert werden.

Folgenden Herren danken wir dafür, daß sie Belemnitenmaterial zu Bearbeitung und Vergleichszwecken zur Verfügung gestellt haben: D. Gayte (Département des Sciences de la Terre, Lyon), Dr. S. Ritzkowski (Geologisch-Paläontologisches Institut, Göttingen), Dr. H. Rohde (Niedersächsisches Landesmuseum, Hannover). Für wichtige Diskussionen danken wir den Herren Dr. R. Combemorel und D. Gayte (Lyon) sowie Herrn Dr. J. A. Jeletzky (Geol. Survey, Ottawa).

2. UNTERKRETAZISCHE BELEMNITENFAUNEN

2.1 BERRIAS

Da die Ablagerungen des Berrias in NW-Deutschland in der nicht marinen Fazies des oberen Münder Mergels, des Serpulits und des „Wealden" ausgebildet sind, treten hier, ebenso wie in Südengland, wo ebenfalls die Wealdenfazies kennzeichnend ist, keine Cephalopoden auf. Das einzige Vorkommen von marinem Berrias in NW-Europa beschränkt sich auf NE-England. In Lincolnshire wird das Berrias durch einen Teil des küstennah abgelagerten marinen Spilsby Sandstone und in Yorkshire durch den tiefsten Teil des Speeton Clays repräsentiert. In den Ablagerungen beider Profile treten nach Pinckney & Rawson (1974: Fig. 3) ausschließlich Arten der Gattung *Acroteuthis* Stolley s. str. auf. Alle fünf Arten *A. (A.) lateralis* (Phillips), *A. (A.) sublateralis* Swinnerton, *A. (A.) subquadratoides* Swinnerton, *A. (A.) paracmonoides arctica* Bluthgen (= *A. (A.) subquadrata)* (Roemer) und *A. (A.) explanatoides* (Pavlow) sind der Untergattung *Acroteuthis* Stolley zuzuordnen, die im höheren Volgium NW-Europas nachgewiesenen Untergattungen *Microbelus* Gustomesov und *Boreioteuthis* Saks & Nalnyaeva fehlen hingegen.

Für den östlichen Teil der boreal-atlantischen Provinz, die russische Plattform, geben Saks & Nalnyaeva (1972: Tab. 12) 13 Arten der Gattung *Acroteuthis* an, wobei alle drei Untergattungen *Acroteuthis, Microbelus, Boreioteuthis)* vertreten sind. Dabei sind folgende Arten und Unterarten den beiden Teilbereichen der boreal-atlantischen Provinz gemeinsam: *A. (A.) lateralis, A. (A.) subquadratoides* und *A. (A.) paracmonoides arctica*. Zusätzlich tritt die ebenfalls zu den Cylindroteuthinae zählende Gattung *Pachyteuthis* d'Orbigny mit einer Art auf, während die für die arktische Provinz typischen Gattungen und Untergattungen der Cylindroteuthinae *Cylindroteuthis (Cylindroteuthis)* Bayle & Zeiller, *C. (Arctoteuthis)* Saks & Nalnyaeva, *Lagonibelus (Lagonibelus)* Gustomesov und *L. (Holcobeloides)* Gustomesov

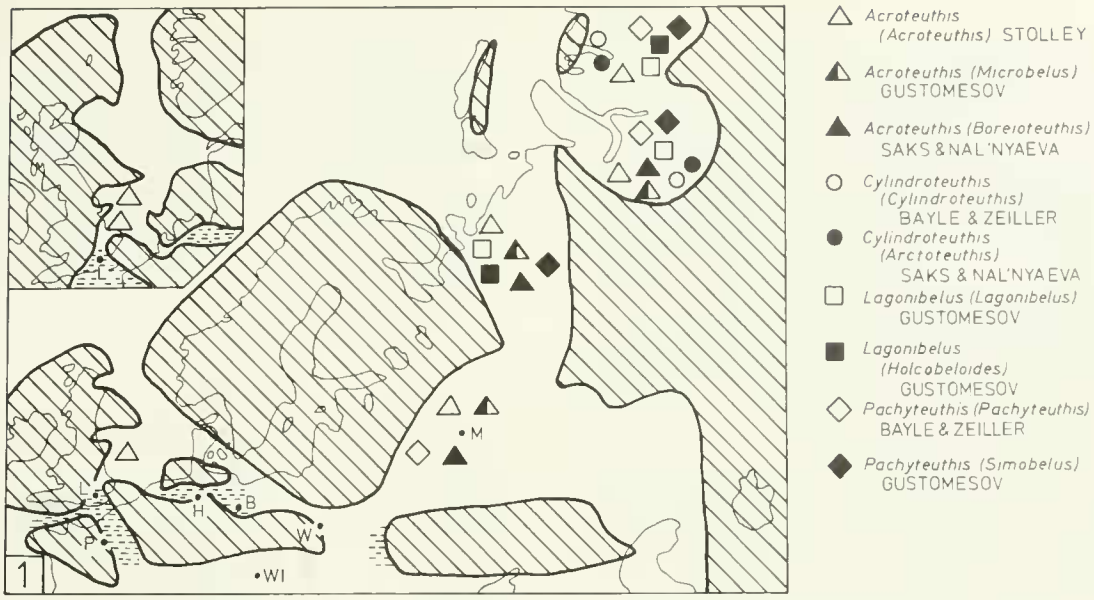
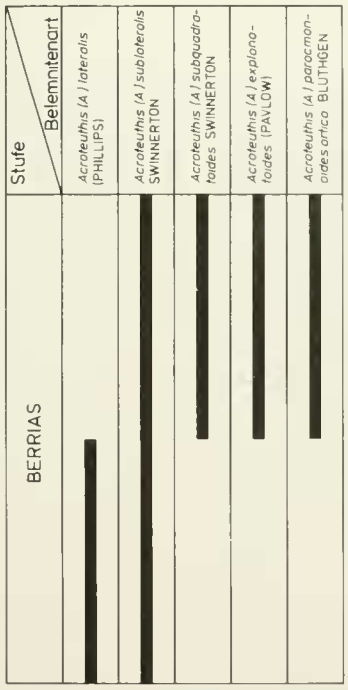


Abb. 1. Paläobiogeographie der Belemniten im Berrias NW-Europas. Schraffiert: Festland; weiß: Meeresgebiete; gestrichelt: Verbreitung der Wealden-Fazies. Umgezeichnet nach CASEY (1973).

nicht auf der russischen Tafel zu finden sind. Erste Vertreter dieser „arktischen" Gruppen sind mit drei Arten aus dem Petschora-Becken bekannt (SAKS & NALNYAEVA, 1972: Tab. 13), so daß dieser Bereich, trotz des Auftretens der europäischen Gattung *Acroteuthis*, von SAKS & NALNYAEVA (1973: 395) bereits der arktischen Provinz zugerechnet werden. *Acroteuthis* s. l. ist aus dem Petschora-Becken mit acht Arten bekannt, die alle ebenfalls auf der russischen Tafel vorkommen.

Dieses Bild ändert sich östlich des Ural. Hier tritt *Acroteuthis* nur noch untergeordnet auf, während Arten der Gattungen *Cylindroteuthis*, *Lagonibelus* und *Pachyteuthis* dominieren. Es sind alle drei Untergattungen von *Acroteuthis* vertreten, doch wird eine Abnahme der Artenzahl nach Osten deutlich. Aus der cis-polaren nördlichen Ural-Gegend werden von SAKS & NALNYAEVA (1972: Tab. 14) noch sieben Arten aufgeführt, die bis auf eine Art mit denen der Russischen Tafel übereinstimmen. Für das nördliche Mittel-Sibirien schließlich werden nur noch vier Arten der Untergattung *Acroteuthis* aufgeführt, die ebenfalls alle auf der Russischen Tafel zu finden sind. Aus dem West-Teil Nordamerikas schließlich sind nach SAKS & NALNYAEVA (1972: Tab. 16) keine Acroteuthiden bekannt, lediglich aus dem Grenzbereich Berrias/Valangin werden zwei Arten genannt.



Tab. 1. Stratigraphische Reichweite der verschiedenen Belemnitenarten im Berrias NW-Europas. Nach PINCKNEY & RAWSON (1974) und PINCKNEY (1975).

Das Berrias der Tethys ist durch Abwesenheit von Vertretern der Cylindroteuthinae gekennzeichnet, hier dominieren Arten der Duvaliidae (Gattungen *Pseudobelus* BLAINVILLE, *Duvalia* BAYLE & ZEILLER, *Berriasibelus* DELATTRE, *Conobelus* STOLLEY, *Castellanibelus* COMBEMOREL) und der Belemnopseidae (Gattung *Hibolites* MONTFORT, ausgenommen der Gattung *Belemnopsis* BAYLE & ZEILLER). Diese Formen sind bisher aus dem Berrias des borealen Reiches unbekannt, lediglich aus berrias-valanginzeitlichen Ablagerungen Spitzbergens beschreibt BLÜTHGEN (1936) neben zahlreichen Vertretern der Cylindroteuthinae auch die tethyale Gattung *Pseudohibolites*. Da uns eine exakte stratigraphische Einstufung dieser Funde nicht möglich ist, erübrigt sich die Überlegung, ob diese Gattung über einen Protoatlantik im Berrias einwanderte.

Für das Berrias lassen sich also zwei durch unterschiedliche Belemnitenvergesellschaftungen scharf abgegrenzte Reiche (1. boreales Reich mit den Cylindroteuthinae, 2. Tethys mit Duvaliidae und Belemnopseidae) unterscheiden. Für die Südhalbkugel wird ein Indo-Pazifisches Reich (Belemnopseidae und Duvaliidae) postuliert (vgl. STEVENS, 1973).

Das boreale Reich läßt sich in zwei Provinzen gliedern:

1. Boreal-atlantische Provinz: Diese umfaßt die Russische Tafel, Ost- und Nordwest-Europa. Die boreal-atlantische

Provinz ist durch die Belemnitengattung *Acroteuthis* gekennzeichnet, die für die arktische Provinz typischen Belemnitengattungen treten nicht auf.

Innerhalb der boreal-atlantischen Provinz lassen sich wiederum zwei Unterprovinzen oder Regionen erkennen:

A) NW-europäische Unterprovinz, die durch *Aulacoteuthis* s. str. charakterisiert ist, es fehlen die Untergattungen *Microbelus* und *Boreioteuthis*. *Microbelus* tritt nach PINCKNEY (1974: 173) in der NW-europäischen Unterprovinz lediglich im höheren Volgium auf und fehlt in der gesamten Unterkreide. *Boreioteuthis* ist ebenfalls aus dem Volgium bekannt, fehlt während der tiefen Unterkreide und erscheint dann wieder im höchsten Hauterive in NW-Europa.

B) Zentralrussische Unterprovinz (= Moskauer Bekken). Hier dominiert ebenfalls die Gattung *Acroteuthis*, im Gegensatz zu der NW-europäischen Unterprovinz sind jedoch alle drei Untergattungen zu finden.

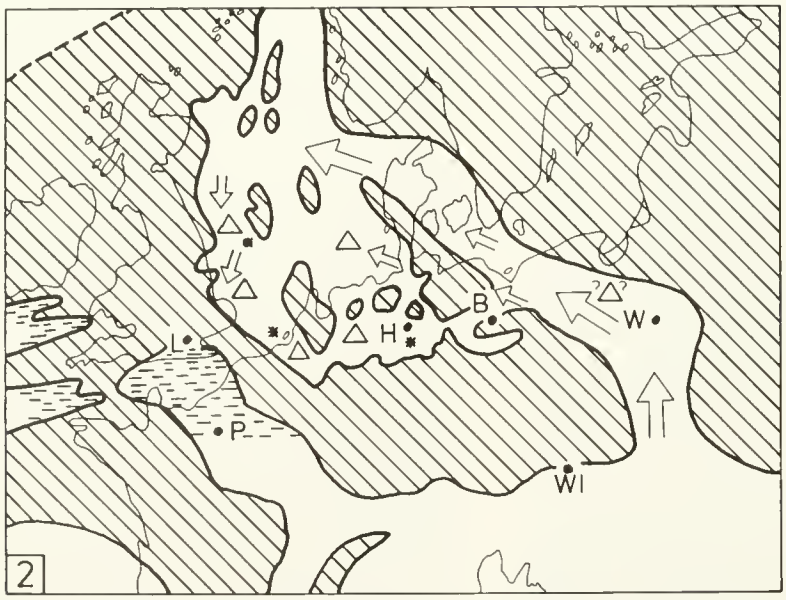
2. Die arktische Provinz, die das Petschora-Becken, Spitzbergen, Sibirien und das westliche Nordamerika umfaßt, ist durch die Gattungen *Cylindroteuthis*, *Lagonibelus* und *Pachyteuthis* gekennzeichnet. Arten der Gattung *Acroteuthis* treten im tieferen Berrias nur untergeordnet auf, deutlich wird eine Abnahme der Artenzahl dieser Gattung innerhalb der arktischen Provinz von Westen nach Osten. Parallel dazu verläuft eine stratigraphische Verschiebung des Einsetzens der Acroteuthiden. Im Laufe des Berrias werden die rein arktischen Gattungen zunehmend durch *Acroteuthis* s. l. verdrängt, die im Valangin dann dominieren.

Damit wird wahrscheinlich, daß *Acroteuthis* s. str. sich im höheren Volgium in der boreal-atlantischen Provinz entwickelt und im Berrias langsam von Westen in die arktische Provinz einwandert. Im Gegensatz zu SAKS & NALNYAEVA (1972: 226), die eine Entstehung von *Acroteuthis* s. str. im späten Volgium der Russischen Tafel für möglich halten, deuten die Ergebnisse von PINCKNEY (1975) darauf hin, daß diese Untergattung in der NW-europäischen Unterprovinz bereits im höheren Mittel-Volgium auftritt. Somit könnte sie ihr ursprüngliches Entwicklungszentrum in der NW-europäischen Unterprovinz gehabt haben. Voraussetzung für diese Annahme ist, daß die basalen Lagen des Lower Spilsby Sandstone, aus denen die ältesten Acroteuthiden bekannt sind, in das Mittel-Volgium (CASEY, 1973) zu stellen sind.

2.2 VALANGIN

Bereits im mittleren Berrias öffnet sich die Karpatenstraße und das in Polen limnisch-brackisch entwickelte untere Berrias wird durch marine Serien abgelöst, die durch mediterrane Ammonitengattungen belegt sind (u. a. *Berriasella* UHLIG). Diese Tendenz verstärkt sich im oberen Berrias, und im mittleren Unter-Valangin herrschen im norddeutschen und polnischen Becken voll marine Bedingungen (vgl. MICHAEL, 1979: 307). Wie aus Abb. 2 zu ersehen ist, besitzt das norddeutsche Becken einerseits Verbindungen mit dem borealen Reich über die Dänische Straße und den Bereich der Pompeckj'schen Schwelle (Ems-Kanal, Hoya-Kanal, Gifhorn-Kanal), andererseits mit der Tethys über die Karpatenstraße.

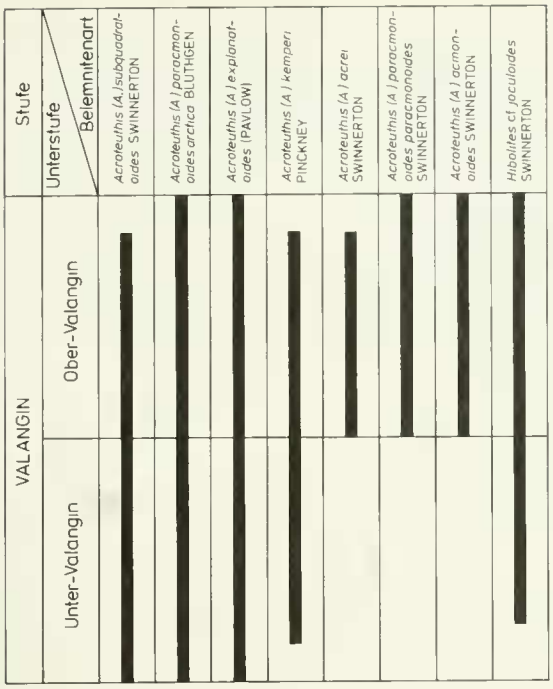
Diese Lage im südlichen Randbereich des borealen Reiches bedingt Fauneneinflüsse unterschiedlicher Herkunft, die z. B. bei den Ammoniten deutlich werden. So handelt es sich bei den in NW-Deutschland auftretenden Vertretern der Polyptychitidae (*Polyptychites* PAVLOW, *Dichotomites* KOENEN, etc.) um boreale Formen, während im Ober-Valangin eine ganze Reihe von tethyalen Ammonitengattungen (z. B. *Olcostephanus* NEUMAYR, *Juddiceras* SPATH) nach NW-Europa einwandern (KEMPER, RAWSON, THIEULOY, 1981: Tab. 5, RAWSON, 1981: 509).



△ *Acroteuthis* (*Acroteuthis*) STOLLEY

✱ *Hibolites* MONTFORT

Abb. 2. Paläobiogeographie der Belemniten im Valangin NW-Europas. Schraffiert: Festland; weiß: Meeresgebiete; gestrichelt: Verbreitung der Wealden-Fazies; helle Pfeile: Wanderweg mediterraner Belemniten. Umgezeichnet nach MICHAEL (1979).



Tab. 2. Stratigraphische Reichweite der verschiedenen Belemnitenarten im Valangin NW-Europas. Nach PINCKNEY & RAWSON (1974), PINCKNEY (1975) und MUTTERLOSE (1978).

Für das Valangin NE-Englands und NW-Deutschlands ist, wie auch im Berrias, die boreale Belemnitengattung *Acroteuthis* s. str. kennzeichnend. Nach PINCKNEY & RAWSON (1974: 200) sind im Unter-Valangin von Speeton (NE-England) vier Arten zu finden: *Acroteuthis (A.) subquadratoides*, *Acroteuthis (A.) paracmonoides arctica* (= A. subquadrata), Acroteuthis (A.) explanatoides und *Acroteuthis (A.) kemperi* PINCKNEY. Innerhalb NW-Europas ergeben sich hinsichtlich der Belemniten faunistische Differenzierungen (PINCKNEY, 1975: 184), da *A. (A.) subquadratoides* aus dem Unter-Valangin NW-Deutschlands unbekannt ist, in England jedoch vereinzelt auftritt. *Acroteuthis (A.) kemperi* wiederum bildet in NW-Deutschland die häufigste der Acroteuthidenarten, ist aus England jedoch nur mit einem Exemplar bekannt.

Im Ober-Valangin NW-Europas treten neben die bereits genannten vier Arten *Acroteuthis (A.) acrei* SWINNERTON, *Acroteuthis (A.) acmonoides* SWINNERTON und *Acroteuthis (A.) paracmonoides paracmonoides* SWINNERTON (PINCKNEY, 1975: 187). *A. (A.) subquadratoides* ist in NW-Deutschland nur für die Astierien-Schichten nachgewiesen.

Von den für das NW-europäische Valangin typischen Arten sind aus dem Moskauer Becken *A. (A.) paracmonoides arctica*, *A. (A.) explanatoides*, *A. (A.) lateralis* bekannt, außerdem eine Reihe von Arten, die in NW-Europa unbekannt sind, so daß eine Zweiteilung der boreal-atlantischen Provinz weiterhin sinnvoll erscheint.

Neben diesen borealen Fauneneinflüssen gibt es vereinzelte Funde tethyaler Belemniten. Bereits STOLLEY (1926: 122) erwähnt zwei Bruchstücke von Hiboliten aus den unteren Dichotomiten-Schichten bzw. Astierien-Schichten (Ober-Valangin) von NW-Deutschland, die er dann (1938: 391) bereits aus den oberen Polyptychiten-Schichten aufführt. Diese Beobachtungen werden durch KEMPER (1976: 37) unterstützt, der mehrere Vertreter der Gattung *Hibolites* MONTFORT aus dem tonigen Zwischenmittel des unteren Ober-Valangin des Bentheimer Raumes beschreibt. In Sammlungen schließlich liegen einige Hibolitenbruchstücke aus Gronau (Westfalen) vor, die auf ein erstes Erscheinen dieser Gattung in den *Platylenticeras*-Schichten deuten (MUTTERLOSE, 1978: 108). In Speeton sind Hiboliten im Ober-Valangin ebenfalls zu finden (ab Schicht D4 = *Paratollia*-Schichten), doch sind hier noch exakte Aufsammlungen notwendig.

Im Valangin NW-Europas dominieren also boreale Elemente, die von Norden über die Pompeckj'sche Schwelle in das niedersächsische Becken einwandern. Diese Arten haben ihren Ursprung im NE-englischen Formenkreis, doch kommt es auch teilweise zu Provinzialismus *(A. kemperi)*, während andere Arten *(A. subquadratoides)* erst später nach NW-Deutschland gelangen. Auf der anderen Seite treten erstmalig in der Unterkreide vereinzelt tethyale Belemniten auf, die wahrscheinlich über die Karpatenstraße eingewandert sind. Auffällig ist, daß lediglich die Gattung *Hibolites* in das boreale Reich einzudringen vermochte, während alle anderen Gattungen der Belemnopseidae und Duvaliidae auf die Tethys beschränkt bleiben. Da die Grundvoraussetzungen für einen Faunenaustausch gegeben sind, könnte die Ursache dafür in der unterschiedlichen Temperaturempfindlichkeit der einzelnen Gattungen zu suchen sein.

BLÜTHGEN (1936) beschreibt von König-Karls-Land (Spitzbergen) aus dem Jura/Kreide-Grenzbereich eine reiche Belemnitenfauna; von den aufgeführten 33 Arten und Unterarten ordnete BLÜTHGEN 22 der Gattung *Acroteuthis*, 1 der Gattung *Cylindroteuthis*, 1 der Gattung *Oxyteuthis*, 4 der Gattung *Hibolites* und 5 der Gattung *Pseudohibolites* zu. Nach SAKS & NALNYAEVA (1973: 395) gehören die meisten Arten und Unterarten zu *Acroteuthis* s. str., einige zu *Boreioteuthis*, *Lagonibelus* s. s., *Pachyteuthis* s. str., *Simobelus* und *Pseudohibolites*. Nach JELETZKY (briefl. Mitteilung) ist die systematische Zuordnung der von BLÜTHGEN beschriebenen Formen sehr unsicher, die von BLÜTHGEN als *Hibolites* bestimmten Arten sind danach wahrscheinlich zu *Pseudohibolites* zu rechnen, eine Neubearbeitung dieser Gruppe erfolgt durch JELETZKY. Auch das als *Oxyteuthis brunsvicensis* (STROMBECK) bezeichnete Exemplar gehört in eine andere systematische Gruppe (vgl. S. 301). Schließlich erlauben die stratigraphischen Angaben von BLÜTHGEN über die Einstufung der Funde nach KEMPER (mdl. Mitteilung) keine exakten Aussagen über die genaue stratigraphische Datierung. Somit ist also für die mediterranen Belemnopseidae von Spitzbergen ein höheres Alter als das derjenigen von NW-Europa nicht nachgewiesen. Dadurch ist die von SAKS & NALNYAEVA (1972: 219) und STEVENS (1973: 392) geäußerte Vermutung, daß diese Gruppe Spitzbergen über den Atlantik erreicht hat, nicht zwingend, vielmehr ist auch eine Einwanderung über die Karpatenstraße denkbar.

2.3 HAUTERIVE

Die paläogeographischen Rahmenbedingungen entsprechen denen des Valangin; während es im Süd-englischen und Pariser Becken zur Ablagerung des limnisch-brackischen Wealden kommt, werden in NE-England (Yorkshire, Lincolnshire) und Norddeutschland marine, meist tonige, küstennah auch sandige Serien sedimentiert. Nach Süden be-

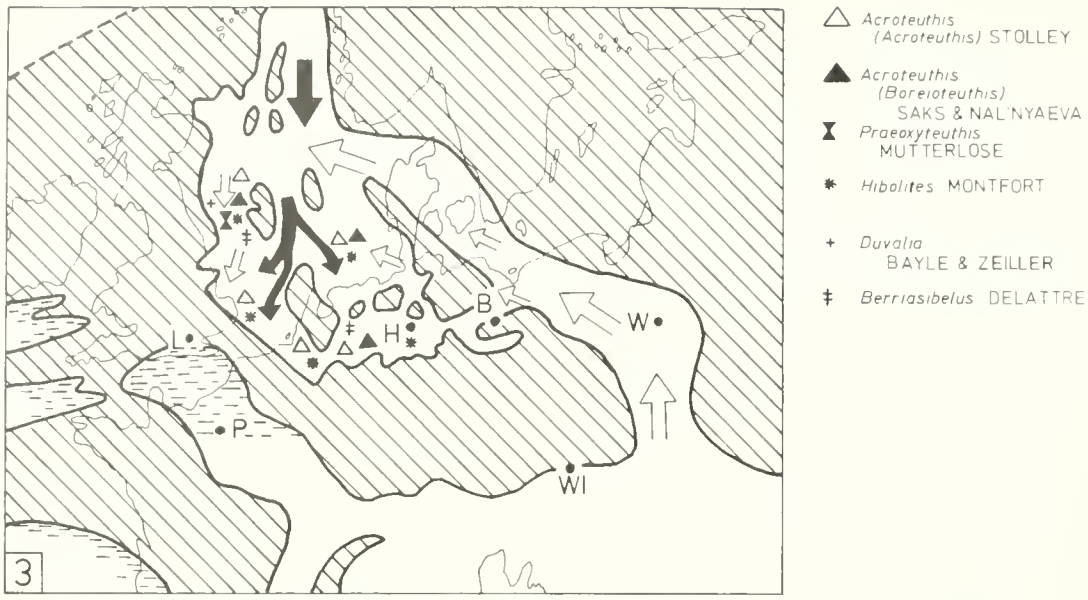
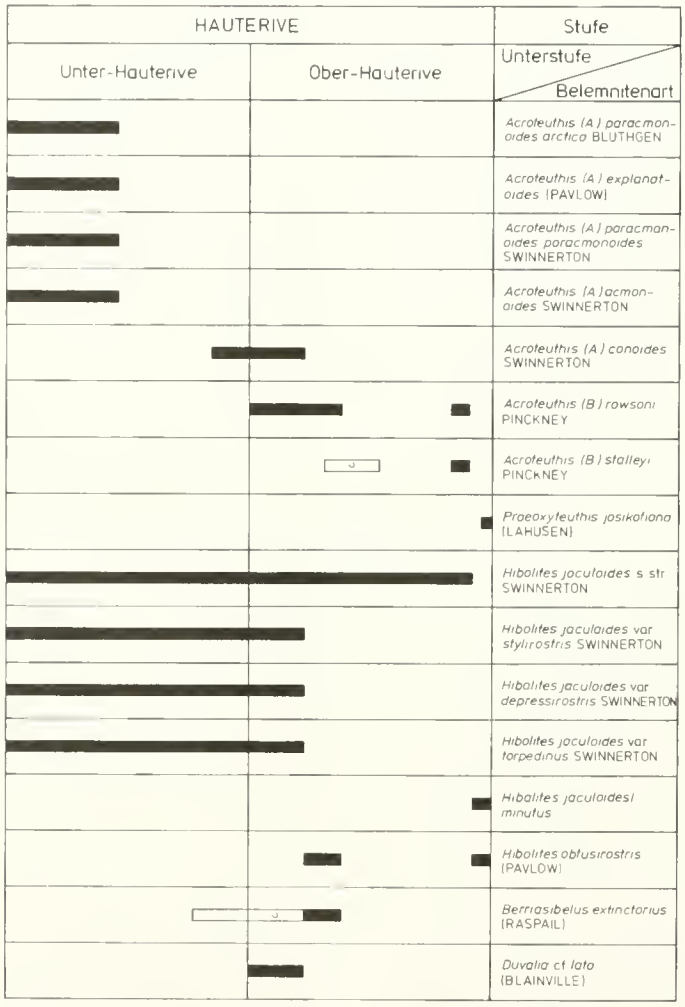


Abb. 3. Paläobiogeographie der Belemniten im Hauterive NW-Europas. Schraffiert: Festland; weiß: Meeresgebiete; gestrichelt: Verbreitung der Wealden-Fazies; helle Pfeile: Wanderweg mediterraner Belemniten; dunkle Pfeile: Wanderweg borealer Belemniten. Umgezeichnet nach MICHAEL (1979).



Tab. 3. Stratigraphische Reichweiten der verschiedenen Belemnitenarten im Hauterive NW-Europas. Nach PINCKNEY & RAWSON (1974), PINCKNEY (1975) und MUTTERLOSE (1978, 1979, 1983).

steht weiterhin, zumindest bis zum tiefen Ober-Hauterive (MICHAEL, 1979: 313; MAREK & RACZYNSKA, 1979: 453), über Polen eine direkte Verbindung zur Tethys über die Pompeckj'sche Schwelle zum borealen Reich (vgl. Abb. 3).

Für das tiefste Unter-Hauterive NW-Europas sind weiterhin Arten der Gattung *Acroteuthis* s. str. charakteristisch. In Speeton werden die Schichten D2D bis C10/C9, die der *amblygonium-*, der *noricum-* und der tiefen *regale*-Zone des Unter-Hauterive angehören, durch die Arten *Acroteuthis (A.) paracmonoides arctica, Acroteuthis (A.) explanatoides, Acroteuthis (A.) paracmonoides paracmonoides* und *Acroteuthis (A.) acmonoides* gekennzeichnet (PINCKNEY & RAWSON, 1974: Abb. 3; PINCKNEY, 1975). In NW-Deutschland ist *A. (A.) paracmonoides arctica*, meist als *A. subquadrata* (ROEMER) bezeichnet, der weitaus häufigste Vertreter der Acroteuthiden im tieferen Unter-Hauterive. Vereinzelte Exemplare von *A. (A.) acmonoides* und *A. (A.) explanatoides* nennt PINCKNEY (1975) aus diesem Bereich.

Auffällig ist in Speeton der scharfe Faunenschnitt an der Grenze der D/C-Schichten (= *noricum/regale*-Zone des Unter-Hauterive). In den Schichten D2-D1 (= *amblygonium-* und *noricum*-Zone, Unter-Hauterive) ist *Acroteuthis* sehr häufig, darüber setzt mit den C-Schichten plötzlich massenhaft *Hibolites jaculoides* SWINNERTON ein, der bisher nur vereinzelt mit *Acroteuthis* aufgetreten ist. In den C-Schichten sind die vier erwähnten Acroteuthidenarten, die zuletzt in C 9 (= tiefe *regale*-Zone) vorkommen (PINCKNEY, 1975: 109), nur noch ganz selten zu finden. In NW-Deutschland ist dieser Faunenschnitt, der sich in Speeton in einem 10 cm mächtigen Horizont abspielt, nicht so markant ausgeprägt, doch sind auch hier in der *regale*-Zone des Unter-Hauterive häufiger Hiboliten zu beobachten. Andererseits dürfte dieser scharfe Faunenschnitt durch Kondensation der *amblygonium-* und *noricum*-Zone, die in Speeton eine Mächtigkeit von nur 1 m haben, verstärkt worden sein (vgl. RAWSON, 1971: 68). PINCKNEY (1975: 109) nennt noch die relativ selten vorkommende Art *A. (A.?) conoides* SWINNERTON aus der höchsten *regale*-Zone und der *inversum*-Zone (Ober-Hauterive) von Speeton. Im Ober-Hauterive schließlich taucht die seit dem höchsten Volgium aus NW-Europa nicht mehr bekannte Untergattung *Boreioteuthis* mit zwei Arten auf (*A.* (B.) rawsoni PINCKNEY und *A.* (B.) stolleyi PINCKNEY). PINCKNEY & RAWSON (1974: 202) erwähnen beide Arten aus dem tiefen Ober-Hauterive von Speeton. Inzwischen konnten erstmalig beide Arten in der mittleren *discofalcatus*-Zone des höheren Ober-Hauterive von NW-Deutschland nachgewiesen werden (MUTTERLOSE, 1983: 15), wo sie zusammen mit phylogenetisch progressiven Formen von *Hibolites jaculoides* zu finden sind. Da die Untergattung *Boreioteuthis* in NW-Europa seit dem Berrias unbekannt ist, in der zentralrussischen Provinz jedoch persistiert, erscheint eine Einwanderung borealer Formen in das NW-europäische Becken im höchsten Hauterive möglich. Geringfügig später wandert dann ebenfalls im höheren Ober-Hauterive die für das Barrême typische Unterfamilie Oxyteuthinae mit *Praeoxyteuthis jasikofiana* (LAHUSEN) von Norden her ein.

Die in der tiefsten *regale*-Zone von Speeton massenhaft einsetzenden Hiboliten stellen einen Immigrationsschub größten Umfanges dar. Dabei zeigt sich für diese Gruppe eine große Variationsbreite, die SWINNERTON (1952) zur Aufstellung mehrerer Variationen veranlaßte. Hiboliten aus dem französischen Valangin/Hauterive weisen eine ähnliche Variationsbreite auf. Der Formenkreis um *Hibolites jaculoides* bleibt ± unverändert bis in das tiefe Ober-Hauterive erhalten und unterliegt dann einer gleitenden Umwandlung (MUTTERLOSE, 1978). Aus den relativ großen, stark aufgeblähten Formen, die den ursprünglich aus der Tethys eingewanderten sehr nahe stehen, entwickelten sich im höheren Ober-Hauterive schlanke, zierliche Individuen, die wiederum fließend zu dem für das Barrême typischen *Hibolites minutus* SWINNERTON überleiten. Bis in die *Aegocrioceras*-Schichten bestehen also enge Beziehungen zu den Hiboliten der Tethys, dann vollzieht sich im höheren Ober-Hauterive in NW-Europa eine autonome Entwicklung, die unabhängig von derjenigen der Tethys ist. Weitere Einwanderungsformen mediterranen Ursprungs stellen die von MUTTERLOSE (1979) erwähnten Arten *Duvalia lata* (BALINVILLE) und *Berriasibelus extinctorius* (RASPAIL) dar, die im hohen Unter-Hauterive und tiefen Ober-Hauterive von NW-Deutschland und NE-England allerdings in nur wenigen Exemplaren gefunden wurden. Die Duvalien sind in der Tethys bereits seit dem Tithon mit den Hiboliten vergesellschaftet, zeigen jedoch im Valangin/Hauterive, Provinzialismus. In der mediterranen Provinz sind *Duvalia* und *Berriasibelus, B.* ist nur aus dem Valangin bekannt, dominant; in der SE-europäischen Provinz (Karpaten, Krim, Kaukasus) *Conobelus* STOLLEY und *Pseudobelus* BLAINVILLE.

Offensichtlich erreicht die Einwanderung mediterraner Faunenelemente, die im tiefen Hauterive beginnt (vgl. MICHAEL, 1974: 29), ihren Höhepunkt im mittleren Hauterive (*regale*-Zone des Unter-Hauterive, *Aegocrioceras*-Schichten und *staffi*-Zone des Ober-Hauterive). Neben den Hiboliten, die vereinzelt bereits im Valangin auftauchen, im tieferen Unter-Hauterive schon massenhaft verbreitet sind, können auch andere Belemnitengattungen aus der Tethys nach NW-Europa einwandern. Dabei erfolgte bei den Hiboliten eine Massenwanderung (= mass migration i. S. RAWSON's 1973) und bei den Duvaliidae eine vereinzelte Einwanderung (= isolated straying i. S. RAWSON's). Während es den Hiboliten gelingt, sich in der Folgezeit in den neu besetzten Lebensräumen zu behaupten und sich weiterzuentwickeln, treten die Duvaliidae im Hauterive nur kurzfristig in kleinen Gruppen auf. Als Ursache für dieses Verhalten wird eine unterschiedliche Temperaturempfindlichkeit angenommen. Während sich die Hiboliten infolge ihres eurythermen Charakters im borealen Reich durchzusetzen vermögen, ist dieses den stenothermen Warmwasserformen der Duvaliidae nicht gelungen.

Tethyale Einwanderungsformen, die sich ähnlich verhalten, sind bei den Ammoniten bekannt. So folgt die Gattung *Spitidiscus* KILIAN dem Wanderungs-Muster der Duvaliidae; diese Gattung ist aus der höchsten *regale*-Zone (Unter-Hauterive) und mittleren *speetonensis*-Zone (mittleres Ober-Hauterive) von NW-Europa bekannt. Die Gattungen *Endemoceras* THIERMANN und *Distoloceras* HYATT folgen hingegen dem Hiboliten-Ausdehnungsmuster und entwickeln nach ihrer Einwanderung endemische Formen (vgl. KEMPER, RAWSON & THIEULOY, 1981). Das höchste Ober-Hauterive ist dann wieder durch einen Immigrationsschub borealer Gattungen und Arten von Norden her nach NW-Europa gekennzeichnet. Neben den bereits erwähnten Acroteuthiden erscheinen mit *Praeoxyteuthis jasikofiana* (LAHUSEN) die ersten Oxy-

teuthinae. Diese Unterfamilie spaltet sich wahrscheinlich im Ober-Hauterive im Moskauer Becken von den Acroteuthiden ab und ist wenig später auch in NE-Europa zu finden (MUTTERLOSE, 1982: 147).

2.4 BARRÊME

Nach MICHAEL (1979: 313) führten Regressionen bereits im Ober-Hauterive zu einer Aussüßung des zentral- und südpolnischen Beckens, so daß die direkte Verbindung zwischen Tethys und Borealgebiet unterbrochen ist. Nach MAREK & RACZYNSKA (1979: 453) erscheint in Mittelpolen noch *Simbirskites (Craspedodiscus)* cf. *discofalcatus* (KOENEN), so daß das höhere Ober-Hauterive in Polen noch marin entwickelt ist, wenn sich hier auch boreale Fauneneinflüsse bemerkbar machen. Im Barrême ist dann jedoch die Karpatenstraße geschlossen (vgl. Abb. 4), womit bis zum Unter-Apt die borealen Meeresbecken in Mittel- und Nordeuropa – abgesehen von den außereuropäischen Umgehungsstraßen – von der Tethys abgeschnitten sind.

Dieser Abschluß von der Tethys macht sich erwartungsgemäß in einer Faunenverschiebung bemerkbar. Der mediterrane *Hibolites jaculoides*, der noch in der *discofalcatus*-Zone des Ober-Hauterive in NW-Europa häufig zu finden ist, entwickelt an der Hauterive/Barrême-Grenze mit *Hibolites minutus* SWINNERTON endemische Kümmerformen, die bis in das Unter-Apt persistieren. Wie sich in Speeton gut beobachten läßt, wandeln sich die schlanken, zierlichen Formen der *discofalcatus*-Zone in „gleitender Populationsumwandlung" in den für das gesamte Barrême typischen, kleinwüchsigen *Hibolites minutus*. Offensichtlich persistierte jedoch die Ursprungsform von *Hibolites jaculoides* (großwüchsige, deutlich keulenförmige Rostren) in der Tethys bis in das Barrême unverändert, da IMMEL & MUTTERLOSE (1980: 262) eine eindeutig ancestrale Form aus dem Grenzbereich Unter-/Mittel-Barrême (alter Gliederung) NW-Deutschlands feststellen konnten. Aus diesem überraschenden Fund ist einerseits abzuleiten, daß es sich bei *H. minutus* nur um einen Seitenzweig handelt, der im Unter-Apt endet. Andererseits setzt sich die Stammgruppe um *H. jaculoides*, die in NW-Europa für das Unter-Hauterive und tiefe Ober-Hauterive kennzeichnend ist, mindestens bis in das mittlere Barrême unverändert fort. Weiterhin muß im Grenzbereich Unter-/Mittel-Barrême (alte Gliederung) über den sich öffnenden Atlantik eine Verbindung des borealen Europas zur Tethys bestanden haben, so daß vereinzelte Exemplare von *H. jaculoides* einwandern konnten. Diese Vermutung wird umgekehrt durch Funde borealer Crioceratiten in Marokko unterstützt (IMMEL & MUTTERLOSE, 1980: 265).

Dominierend im Barrême NW-Europas ist jedoch die im höheren Ober-Hauterive aus dem borealen Bereich eingewanderte Unterfamilie Oxyteuthinae. Diese Gruppe scheint sich im Bereich der russischen Tafel im Ober-Hauterive von der Gattung *Acroteuthis* abgespalten zu haben und dann über England in den Westbereich des borealen Reiches eingewandert zu sein. In Speeton treten die Praeoxyteuthiden unvermittelt gehäuft in der höchsten *variabilis*-Zone (= höchstes Hauterive) auf, stratigraphisch ältere Funde sind aus England bisher nicht bekannt. Die Praeoxyteuthiden scheinen in einer Massenwanderung in diesen Bereich gelangt zu sein. Im Barrême vollzieht sich innerhalb der Oxyteuthinae dann eine Entwicklung. Nach MUTTERLOSE (1983) bilden die 10 Arten eine fließende phylogenetische Reihe, die zu einer Zonengliederung herangezogen werden kann: *Praeoxyteuthis jasikofiana*, *P. pugio* (STOLLEY), *Aulacoteuthis speetonensis* (PAVLOW), *A. compressa* MUTTERLOSE, *A. absolutiformis* (SINZOW), *A. descendens* STOLLEY, *Oxyteuthis pseudogermanica* MUTTERLOSE, *O. brunsvicensis* (STROMBECK), *O. germanica* STOLLEY und *O. depressa* STOLLEY. Sowohl für NW-Deutschland als auch für NE-England ist die gleiche Abfolge kennzeichnend; die ventral gefurchten Vertreter von *Aulacoteuthis* sind auf das höhere Unter-Barrême beschränkt (vgl. MUTTERLOSE, 1980: 242). Ähnliche, im höheren Ober-Haute-

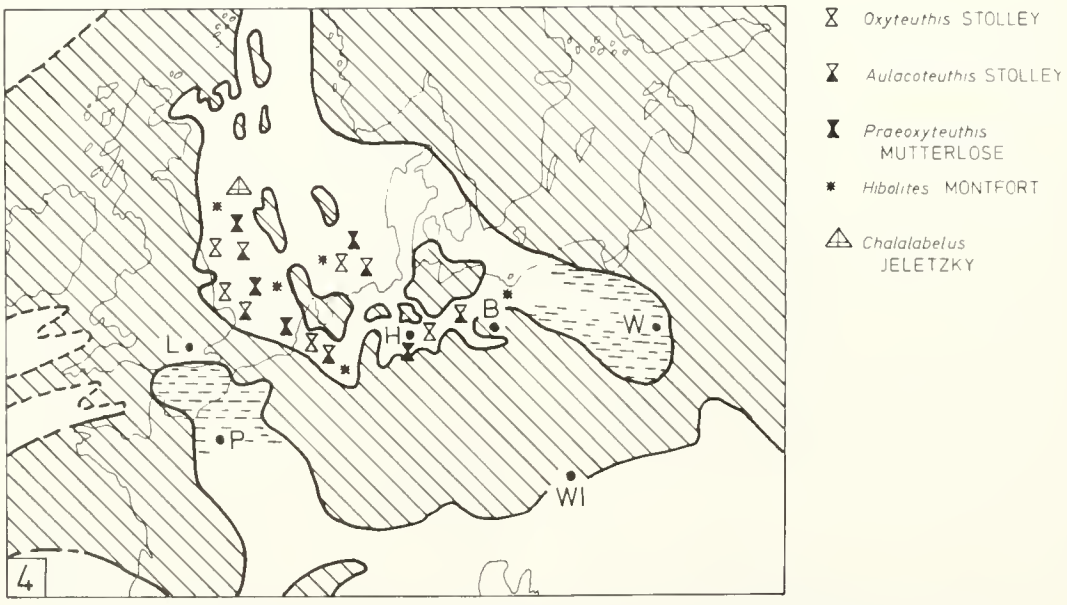
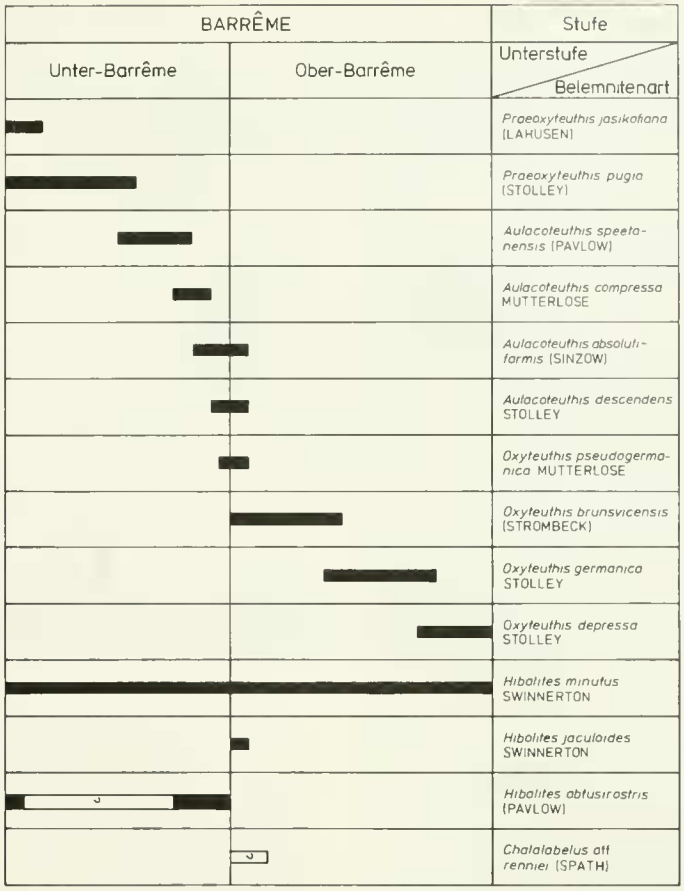


Abb. 4. Paläobiogeographie der Belemniten im Barrême NW-Europas. Schraffiert: Festland; weiß: Meeresgebiete; gestrichelt: Verbreitung der Wealden-Fazies. Umgezeichnet nach MICHAEL (1979).



Tab. 4. Stratigraphische Reichweiten der verschiedenen Belemnitenarten im Barrême NW-Europas. Nach MUTTERLOSE (1983).

rive des borealen Reiches auftretende und von SWINNERTON (1955: XXXVI) und GLASUNOVA (1969: 221) zu *Aulacoteuthis* gestellte Belemniten, sind der Untergattung *Acroteuthis (Boreioteuthis)* zuzurechnen.

Stratigraphisch älteste Vertreter der Oxyteuthinae werden aus dem Berrias/Valangin von Spitzbergen (BLÜTHGEN, 1936: 37) und dem Valangin Polens (BLASZKIEWICZ, 1963: 415) beschrieben. Das von BLÜTHGEN als *Oxyteuthis brunsvicensis* bestimmte Exemplar (Mo 2979) muß aufgrund des Rostrumbaues und der kurzen Apikalfurche der Gattung *Acroteuthis* zugeordnet werden.

Auch die aus dem Valangin Polens *(Platylenticeras*-Schichten und Dichotomiten-Schichten) als *Oxyteuthis primus* BLASZKIEWICZ abgebildeten Rostren gehören allein aufgrund ihres extrem konischen, cuspiteuthis-ähnlichen Umrisses und der dabei großen Apikallänge nicht zu den Oxyteuthinae. SAKS & NALNYAEVA (1972: 218) halten diese Art für einen Vertreter der Cylindroteuthinae, bei der es sich wahrscheinlich um *A. (A.) explanatoides* handeln dürfte. Oxyteuthinae sind bisher aus der Tethys unbekannt, lediglich STOYANOVA-VERGILOVA (1970: 62) nennt *Oxyteuthis* sp. (? ex. gr. *jasikovi* (LAHUSEN) aus Bulgarien, doch dürfte das abgebildete Rostrum eher den Belemnopseidae *(Hibolites ?)* zuzuordnen sein.

Neben langen Wanderwegen durch den Atlantik können dabei vor allem ökologische Gründe (Temperatur) eine Rolle gespielt haben, bei den borealen Oxyteuthinae handelt es sich eher um Kaltwasserformen. Zudem waren in der Tethys die Lebensräume der Oxyteuthinae durch andere Belemnitengruppen besetzt (Belemnopseidae und Duvaliidae).

2.5 APT

Im Unter-Apt öffnet sich erneut eine Meeresverbindung zwischen dem mediterranen und borealen Meeresraum (MICHAEL, 1979: 314). Während im polnischen Becken weiterhin limnisch-brackische Serien abgelagert werden, entsteht über Nordfrankreich und Südengland eine Verbindung zur Tethys; später, im höchsten Ober-Apt *(nolani-jacobi*-Zone), entwickelt sich auch die Pariser Straße. Das polnische Becken erfährt ebenfalls bereits im Ober-Apt marine Einflüsse. Somit bringen im Apt warme Meeresströmungen eine reiche stenotherme Benthosfauna in das SE-englische Unterkreide-Bekken. Boreale Belemniten sind mit *Oxyteuthis senilis* STOLLEY nur noch ganz vereinzelt im Apt NW-Deutschlands zu finden. Es handelt sich um extrem kleinwüchsige Kümmerformen, die sich nach STOLLEY (1925: 38) bis in das mittlere Ober-Apt fortsetzen.

Neue tethyale Belemniten erscheinen mit *Neohibolites ewaldi* (v. STROMBECK) erstmalig in der *deshayesi*-Zone des mittleren Unter-Apt, daraus leiten sich nacheinander *N. clava* STOLLEY, *N. inflexus* STOLLEY und *N. wollemanni* STOLLEY, eine von STOLLEY (1911) beschriebene phylogenetische Reihe ab, die für das höhere Unter-Apt und Ober-Apt

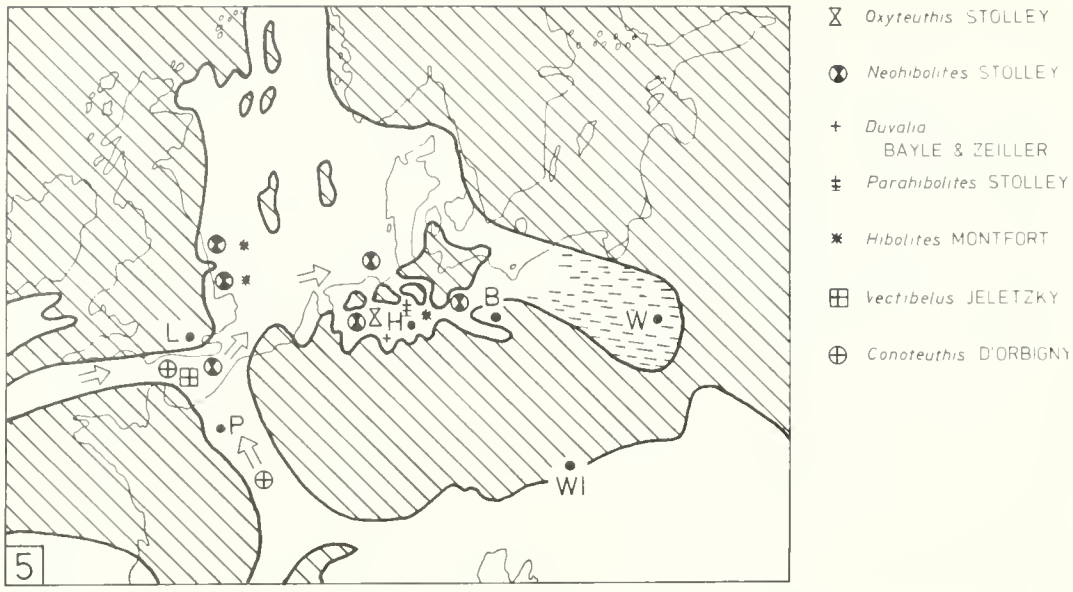
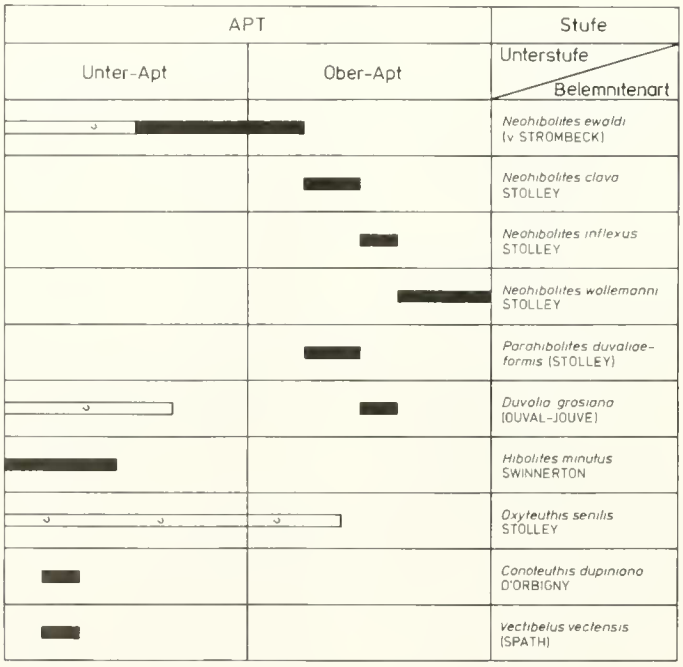


Abb. 5. Paläobiogeographie der Belemniten im Apt NW-Europas. Schraffiert: Festland; weiß: Meeresgebiete; gestrichelt: Verbreitung der Wealden-Fazies; helle Pfeile: Wanderweg mediterraner Belemniten. Umgezeichnet nach MICHAEL (1979).

(Gliederung nach KEMPER, 1978) NW-Europas kennzeichnend ist. Da diese Arten, abgesehen von *N. ewaldi,* auch aus der Tethys (Bulgarien) bekannt sind (STOYANOVA-VERGILOVA, 1964, 1970), handelt es sich nicht um eine endemische Entwicklung, etwa vergleichbar derjenigen von *Hibolites jaculoides* SWINNERTON im Ober-Hauterive. Offensichtlich bilden NW-Europa und die Tethys hinsichtlich der Neohibolitenvergesellschaftung einen einheitlichen Raum. Da keine neueren Arbeiten über die Verhältnisse im SE-französischen Raum vorliegen, kann derzeitig keine Aussage über den Ursprung der Neohiboliten gemacht werden. Wahrscheinlich haben sie sich an der Grenze Barrême/Apt in SE-Frankreich von *Mesohibolites* STOLLEY abgespalten. Eine weitere Gattung ist mit *Parahibolites duvaliaeformis* (STOLLEY) in wenigen Individuen im Ober-Apt NW-Deutschlands vertreten.

Für die Tethys ergibt sich im Apt dabei folgende Verteilung der Gattungen der Belemnopseidae und Duvaliidae:

Von den zu den Belemnopseidae zählenden Gattungen sind nur noch *Parahibolites* (?) STOLLEY, *Mesohibolites* STOLLEY und *Neohibolites* STOLLEY bekannt. *Mesohibolites* und *Neohibolites* sind sowohl in der mediterranen Provinz (Spanien,



Tab. 5. Stratigraphische Reichweiten der verschiedenen Belemnitenarten im Apt NW-Europas. Nach STOLLEY (1911) und JELETZKY (1981).

SE-Frankreich), als auch in der SE-europäischen Provinz zu finden (Lillo-Bevia, 1975; Vašíček, 1978a, 1978b; Stoyanova-Vergilova, 1964, 1965a, 1970; Schwetzoff, 1919).

Die zu den Duvaliidae rechnenden Gattungen *Duvalia* Bayle & Zeiller, *Pseudoduvalia* Naef, *Berriasibelus* Delattre, *Castellanibelus* Combemorel, *Pseudobelus* Blainville und *Conobelus* Stolley sind im Tethysbereich nur noch mit *Duvalia* vertreten.

Duvalia tritt mit *D. lata* (Blainville) erstmalig im Tithon der Tethys auf, die nach Combemorel (1973: 142) bereits im Unter-Tithon erscheinende *Duvalia conica* (Blainville) wird hier mit Vasicek (1978a) *Conobelus* Stolley zugeordnet. In der tiefen Unter-Kreide (Valangin, Hauterive) erreicht *Duvalia* mit einer Reihe von Arten ihren Höhepunkt in der Tethys, im Barrême erfolgt eine deutliche Abnahme.

In SE-Frankreich ist *D. grasiana* (Duval-Jouve) die einzige Duvalienart, die noch aus dem Barrême und Apt bekannt ist, alle anderen Arten sterben spätestens an der Hauterive/Barrême-Grenze aus (Combemorel, 1973: 179). Stoyanova-Vergilova (1964, 1965b) nennt aus dem Unter-Barrême Bulgariens noch *D. binervia* (Raspail), *D. dilatata majoriana* Stoyanova-Vergilova, aus dem Ober-Barrême *D. gagrica* Schwetzoff sowie *D. grasiana* (Duval-Jouve). Im Apt kommen außer *D. grasiana* keine weiteren Arten vor.

Während ein Großteil der Arten *(D. lata* (Blainville), *D. dilatata* (Blainville), *D. emerici* (Raspail), *D. binervia* (Raspail), *D. grasiana* und *D. hybrida* (Duval-Jouve)) der mediterranen und der SE-europäischen Provinz gemeinsam sind, gibt es einige Arten, die bisher nur aus der SE-europäischen Provinz bekannt sind *(D. tereshkovae* Stoyanova-Vergilova, *D. gagrica, D. rafaeli* Stoyanova-Vergilova, *D. madarica* Stoyanova-Vergilova).

Die Verbreitung von *Duvalia* Bayle & Zeiller beschränkt sich auf Spanien, Frankreich, Nord-Afrika, Schweiz, Süddeutschland, Italien, Jugoslawien, Bulgarien, Krim, Kaukasus und Schlesien. Wenige Arten sind von Madagskar bekannt *(D. lata* und *D. dilatata)* sowie aus Moçambique; *D. lata* mit einem Exemplar auch aus England.

Aus dem mittleren Ober-Apt von N-Deutschland nannte bereits von Koenen (1902) Vertreter der Gattung *Duvalia,* die von Stolley (1911: 68) beschrieben wurden. Stolley vereint alle norddeutschen Formen unter *D. grasiana,* obwohl diese eine sehr viel größere Variabilität als die südfranzösischen Formen haben.

Uns lagen etwa 130 Duvalien aus dem mittleren Ober-Apt der ehemaligen Ziegelei-Tongrube Kastendamm (8 km NW Hannover) vor. Dieser Formenkreis zeigt eine erhebliche Variationsbreite, da neben langgestreckten, typischen *grasiana*-Formen auch kurze, gedrungene, z. T. an *D. conica* (= *Conobelus conica*) erinnernde Formen auftreten.

Besonders interessant an diesem Vorkommen ist das extrem häufige Auftreten von *D. grasiana,* während diese Art in den zeitgleichen Ablagerungen des mediterranen Raumes sehr selten ist.

Allerdings läßt sich auch in N-Deutschland eine unterschiedliche Verteilung erkennen. Vereinzelte Vertreter von *D. grasiana* nennt Stolley (1911: 71) aus dem Unter-Apt *(bodei-* und *deshayesi*-Zone alter Gliederung), häufig wird die Art jedoch erst in den bunten *inflexus*-Mergeln des Ober-Apt (= Ober-Gargas). Während in den bunten *inflexus*-Mergeln von Kastendamm durch Stolley hunderte von Individuen geborgen wurden, tritt *D. grasiana* in den lithologisch sehr ähnlichen und stratigraphisch gleich alten Schichten von Sarstedt erheblich seltener auf. In dem heute noch zugänglichen Profil der Zgl. Gott bei Sarstedt konnten seit Stolley's Aufsammlungen um die Jahrhundertwende trotz mehrerer Profilaufnahmen (Rohn, 1959; Tarkian, 1968; Alimirzaie, 1972) und ausgedehnter Sammeltätigkeiten in den *inflexus*-Mergeln keine weiteren Duvalien mehr gefunden werden.

Insgesamt ist das Apt NW-Europas durch Belemniten tethyaler Abstammung *(Neohibolites, Parahibolites, Duvalia)* gekennzeichnet, boreale Formen *(Oxyteuthis)* treten nur noch ganz vereinzelt auf. Offensichtlich konnten die tethyalen Gattungen auf den sich öffnenden Verbindungswegen aus der Tethys in das boreale Reich einwandern. Da keine Konkurrenten vorhanden waren, wurden die neuen Lebensräume erfolgreich besetzt. Während sich die weniger anspruchsvollen Neohiboliten bereits im Unter-Apt erfolgreich durchsetzen konnten, erscheinen Duvalien erst in den *inflexus*-Mergeln. Die als Flachwassersedimente zu deutenden bunten *inflexus*-Mergel boten den Duvalien optimale Bedingungen. Nach Gaida, Kemper & Zimmerle (1978: 59) erfolgte im mittleren Ober-Apt in N-Deutschland eine epirogenetische Differentialbewegung, in deren Verlauf die Pompeckj'sche Schwelle gehoben wurde. Infolge der Hebung NW-Deutschlands veränderten sich die Meeresströmungen, die Verbindung nach Westen über die zentralen und SW-Niederlande wurde breiter geöffnet. Möglicherweise kann diese Veränderung der Strömungen als Ursache für die plötzliche massenhafte Einwanderung von *Duvalia* angesehen werden. Im Verlauf dieser Öffnung nach Westen ist *Duvalia* eingewandert und hat sich kurzfristig entfaltet, da sich optimale Lebensbedingungen boten (große, gut durchlüftete Flachwasserbereiche). Im höheren Ober-Apt (Clansayes) kam es dann zu einem starken Wandel der Milieu- und Sedimentationsverhältnisse im NW-deutschen Becken. Die bunten *inflexus*-Mergel werden durch dunkle, karbonatarme Tonsteine abgelöst, die größere Wassertiefe und geringeren Sauerstoffanteil andeuten. In diesem Milieu konnte sich die im Gegensatz zu *Neohibolites* offenbar sehr empfindliche *Duvalia* nicht durchsetzen. Michael (1979: 316) verweist auf das starke Zurücktreten kalkschaligen Phyto- und Zooplanktons in den dunklen Tonen der *nolani-* und *jacobi*-Zone des höheren Ober-Apt und erklärt dies durch Absenkungsvorgänge, die zu einer Wassertiefenzunahme im zentralen Beckenbereich NW-Deutschlands führen, in deren Verlauf auch bisherige Schwellen und küstennähere Flachwasserregionen erfaßt werden.

2.6 ALB

Während sich die paläogeographischen Verhältnisse des höchsten Ober-Apt bis in das tiefere Unter-Alb fortsetzen, werden die Konturen des niedersächsischen und südenglischen Beckens durch eine Transgression im höheren Unter-Alb geändert. Nach Michael (1979: 316) entstehen örtlich infolge der Transgressionen bereits von der *schrammeni*-Zone an, großräumiger von der *tardefurcata*-Zone an Biotope des

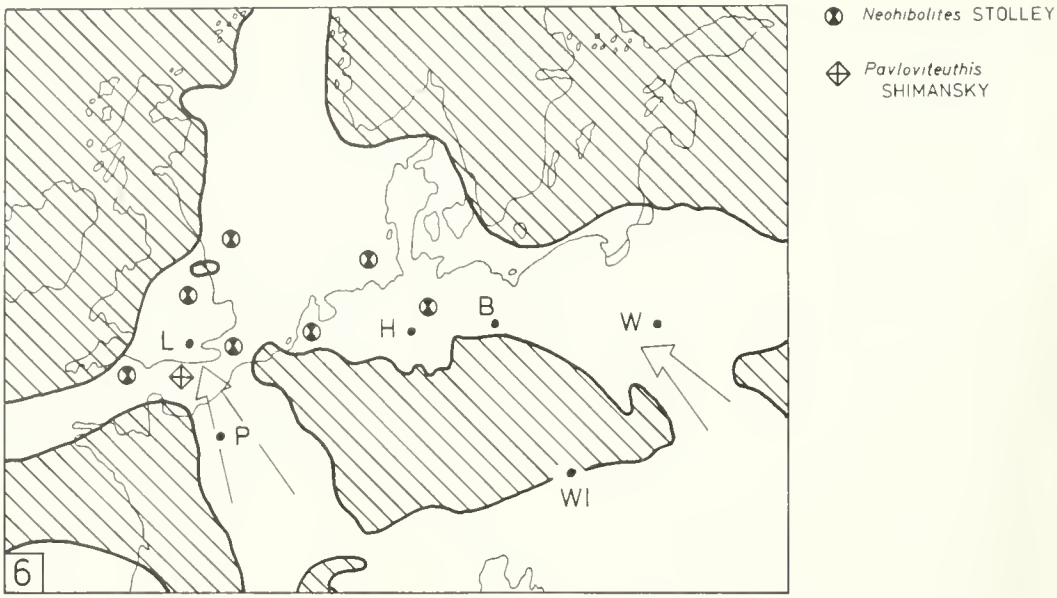


Abb. 6. Paläobiogeographie der Belemniten im Alb NW-Europas. Schraffiert: Festland; weiß: Meeresgebiete; helle Pfeile: Wanderweg mediterraner Belemniten. Umgezeichnet nach MICHAEL (1979).

ALB			Stufe
Unter-Alb	Mittel-Alb	Ober-Alb	Unterstufe / Belemnitenart
			Neohibolites strombecki STOLLEY
			Neohibolites minor STOLLEY
			Neohibolites minimus minimus (MILLER)
			Neohibolites minimus obtusus STOLLEY
			Neohibolites minimus pinguis STOLLEY
			Neohibolites oxycaudatus SPAETH
			Neohibolites ernsti SPAETH
			Neohibolites praeultimus SPAETH
			Pavloviteuthis cantiana (SPATH)

Tab. 6. Stratigraphische Reichweiten der verschiedenen Belemnitenarten im Alb NW-Europas. Nach STOLLEY (1911), SPAETH (1971) und JELETZKY (1981).

litoralen Flachwassers. Ab Mittel-Alb wird der Meeresraum in NW-Europa großregional erweitert, es bestehen nun zwei Verbindungen zur Tethys, die noch im Apt vorhandene Pompeckj'sche Schwelle existiert nicht mehr.

Mit dieser Transgression gelangen wieder tethyale Neohiboliten nach NW-Europa. Die für das Unter-Alb typischen *Neohibolites strombecki* STOLLEY und *N. minor* STOLLEY sind nur selten zu finden[2]). Dahingegen bildet der von SPAETH (1971) neu beschriebene Formenkreis um *Neohibolites minimus* (MILLER) sowohl in N-Deutschland als auch in S- und NE-England mit *N. minimus pinguis* STOLLEY, N. *minimus minimus* (MILLER) und *N. minimus obtosus* STOLLEY im Mittel- und Ober-Alb typische Formen, die jedoch auch aus der Tethys (Frankreich, Bulgarien, Sardinien, Südrußland) bekannt sind. Die sich im Ober-Alb aus *N. minimus* entwikkelnden Arten *N. oxycaudatus* SPAETH, *N. ernsti* SPAETH und *N. praeultimus* SPAETH, die in dieser Unterstufe Leitwert besitzen, wurden bisher nur in NW-Europa (Deutschland, England) festgestellt. Die im unteren Cenoman weit verbreitete Art *N. ultimus* (D'ORBIGNY), die wieder sowohl in NW-Europa als auch in der Tethys zu finden ist, stellt nach STOLLEY (1911) das Endglied in der Entwicklung der Neohi-

[2]) Die Frage der Existenz einer eigenständigen Art „*N. minor*" ist bisher nicht erneut geklärt worden.

boliten dar. Nach Untersuchungen von Spaeth (1971: 52) dürfte sich *N. ultimus* direkt von *N. ewaldi* aus dem Apt ableiten lassen und nicht über den *minimus*-Formenkreis i. e. S.

Im Gegensatz zu den Hiboliten ist also für *Neohibolites*, abgesehen von den Arten *N. oxycaudatus*, *N. ernsti* und *N. praeultimus*, die aber möglicherweise im Mediterranbereich noch gefunden werden, keine endemische Entwicklung für NW-Europa nachweisbar. Die Ursache für den unterschiedlichen Verlauf der Entwicklung beider Gattungen in NW-Europa könnte in der verschiedenartigen paläogeographischen Situation gesehen werden. Da seit dem Unter-Alb in NW-Europa großräumige Flachmeerbereiche mehrere direkte Verbindungen zur Tethys hatten, konnte jederzeit genetischer Nachschub ungehindert in das NW-europäische Epikontinentalmeer einwandern. Im Gegensatz dazu stehen die paläogeographischen Verhältnisse im Hauterive; von dessen höchsten Zonen es bis in das Unter-Apt keine Verbindung zur Tethys mehr gab.

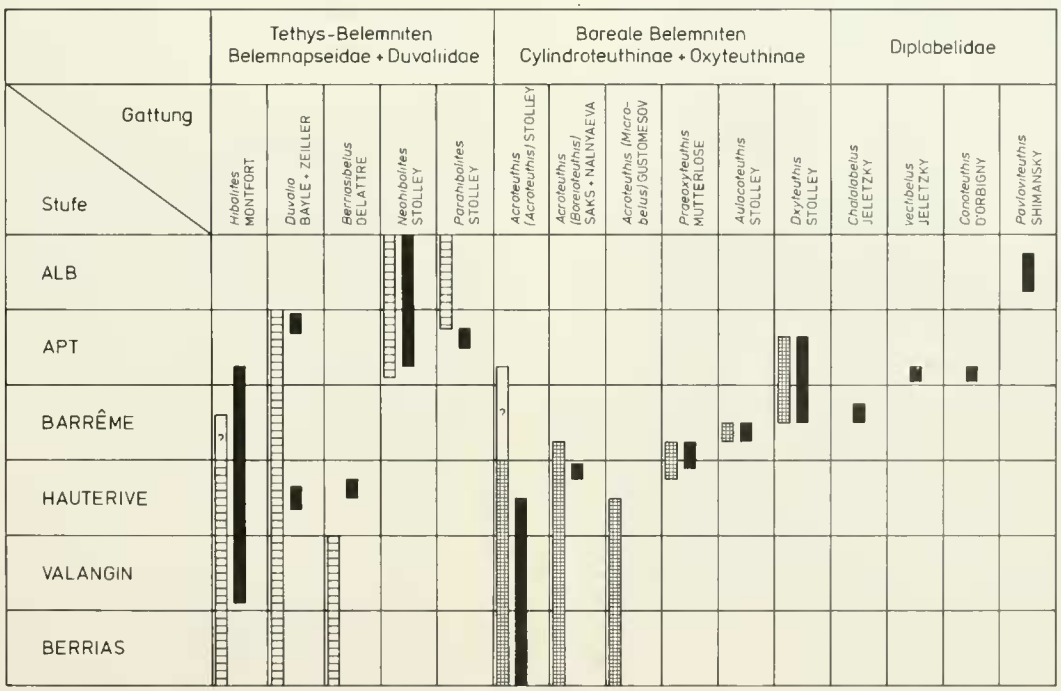
3. URSACHEN FÜR DIE DIFFERENZIERUNG DER UNTERKRETAZISCHEN BELEMNITENFAUNEN

Stevens (1973: 395) führt eine Reihe von Gründen für die Bildung tiergeographischer Reiche und Provinzen an, die durch unterschiedliche Belemnitenvergesellschaftungen charakterisiert sind. Neben vorgegebenen Umweltfaktoren wie Salinität, Meeresströmungen und paläogeographische Verhältnisse, dürften biologische Gründe wie die unterschiedliche Temperaturempfindlichkeit einzelner Gattungen eine Rolle gespielt haben.

Danach handelt es sich bei den tethyalen Belemniten um Formen, die warme und tropische Gewässer bewohnten, während im borealen Reich stenotherme, an das Leben im kühlen Wasser adaptierte Formen lebten. Den Provinzialismus innerhalb der Tethys erklärt Stevens (1973: 395) durch unterschiedliche Wassertemperaturen. Danach ist für die mediterrane Provinz mit tropischen, für die SE-europäische Provinz mit warmen Wassertemperaturen zu rechnen.

Stevens (1965) unterstützte diese Annahmen durch wenige Paläotemperaturwerte, die aus den Rostren borealer sowie mediterraner Belemniten gewonnen wurden und tatsächlich bei den borealen Formen niedriger liegen als bei den mediterranen. Nach Spaeth, Hoefs & Vetter (1971) dürften die allgemein aus den $^{18}O/^{16}O$ Isotopenverhältnissen der calcitischen Belemnitenrostren ermittelten Paläotemperaturen jedoch nicht zuverlässig sein, da zu weitgehende diagenetische Veränderungen bei der Fossillisation die ursprünglichen Verhältnisse überlagern.

Grundvoraussetzung für eine Einwanderung der Tethys-Belemniten in der Unter-Kreide nach NW-Europa waren günstige paläogeographische Verhältnisse, da nur zu Zeiten direkter Meeresverbindungen mit der Tethys diese Belemniten dominieren; im Hauterive handelt es sich um *Hibolites*, im Apt und Alb um *Neohibolites*. Je nach Intensität der Ver-



Tab. 7.
Stratigraphische Verteilung verschiedener Belemnitengattungen in der Unter-Kreide NW-Europas

Stratigraphische Verbreitung in der Tethys

Stratigraphische Verbreitung im borealen Gebiet

Stratigraphische Verbreitung in NW-Europa

? Stratigraphische Verbreitung unsicher

bindung erfolgte eine zeitlich beschränkte einmalige Einwanderung (*Hibolites* im Unter-Hauterive), oder über einen längeren Zeitraum (*Neohibolites* im gesamten Apt und Alb). Umgekehrt dominieren boreale Belemniten in NW-Europa nur dann, wenn die Verbindungen zur Tethys geschlossen sind (im Berrias und Valangin *Acroteuthis*, im Barrême die Oxyteuthinae).

Auch zu Zeiten der Dominanz von Tethys-Belemniten bestanden Verbindungen zum arktisch-borealen Bereich, so daß eine Einwanderung borealer Belemniten also von den paläogeographischen Voraussetzungen her möglich war. Da diese jedoch nicht erfolgte, ist es naheliegend, für die Zeiträume stärkerer Tethys-Einflüsse ökologische Bedingungen zu postulieren, die eine Einwanderung borealer Belemniten unmöglich werden ließ. Eine wesentliche Rolle könnte hierbei der klimatische Faktor gespielt haben, wonach für die Zeiten von Tethys-Einflüssen höhere Wassertemperaturen für den NW-europäischen Bereich anzunehmen sind. Bei den borealen Belemniten handelt es sich dann möglicherweise um stenotherme Kaltwasserformen; diese Temperaturgebundenheit der borealen Belemniten würde auch deren Fehlen in der Tethys erklären.

Innerhalb der Tethys-Belemniten lassen sich zwei Gruppen unterscheiden: 1. *Hibolites*, *Neohibolites* und 2. *Duvalia*, *Berriasibelus*, *Parahibolites*. Während die erste Gruppe massenhaft in NW-Europa erscheint, tritt die zweite Gruppe nur vereinzelt auf („isolated straying"), lediglich zu Zeiten optimaler Bedingungen (*inflexus*-Mergel) steigt die Individuenzahl kurzfristig an. Als Ursache für diese beiden verschiedenen Einwanderungsweisen könnte eine unterschiedliche Temperaturgebundenheit der beiden Gruppen angesehen werden: Bei *Hibolites* und *Neohibolites* handelt es sich um adaptionsfähige eurytherme Warmwasserformen, während *Duvalia*, *Berriasibelus* und *Parahibolites*, neben den anderen Gattungen der Tethys, die in NW-Europa nicht erscheinen, stenotherme Warmwassergattungen sind.

Mit dem Argument allein, daß die Tethys-Belemniten mit Warmwasserströmungen NW-Europa erreicht haben können, ist das Fehlen der zweiten Gruppe nur schwer zu erklären.

Da die Duvaliinae nur selten in den *ewaldi*-Mergeln, häufig in den stratigraphisch folgenden *inflexus*-Mergeln und überhaupt nicht mehr im überlagernden höheren Ober-Apt (Clansayes) zu finden sind, scheinen noch andere Gründe eine Rolle gespielt zu haben.

Insgesamt scheinen Belemniten aus ökologischen Gründen an Flachwasserregionen gebunden gewesen zu sein. Obwohl Belemniten als aktive Schwimmer unabhängiger von ökologischen Faktoren waren, dürften sie doch Flachwasserareale bevorzugt haben, da hier das größere Nahrungsangebot vorhanden war.

Möglicherweise sind die Duvalien noch stärker als andere Belemniten (*Hibolites*, *Neohibolites*, *Acroteuthis*, Oxyteuthinae) an Flachwasserregionen gebunden gewesen, die ihre größte Verbreitung in den bunten *inflexus*-Mergeln des Ober-Apt (Obergargas) hatten. In den schwarzen Tonsteinen des höheren Ober-Apt (Clansayes), die tieferes Wasser andeuten als die bunten *inflexus*-Mergel, kommt es insgesamt zu einer Faunen-Verarmung, von der natürlich auch die Duvalien betroffen sind.

Es wäre zu überlegen, ob es sich bei den Duvalien im Vergleich zu den anderen Belemnitengattungen nicht um wesentlich schlechtere Schwimmer gehandelt hat. Für eine derartige Vermutung spricht die „aberrante" Rostrenform sowie die unübliche dorsale Alveolarfurche.

LITERATURVERZEICHNIS

ALIMIRZAIE, D. (1972): Horizontale Veränderung der Foraminiferen-Fauna in einer Mergeltonbank des Mittel-Barrême von Sarstedt bei Hannover (Mit einer Vermessung und Kartierung der Ziegeleitongrube Otto Gott). – Unveröff. Dipl.-Arbeit; Kiel.

BLASZKIEWICZ, A. (1963): Rodzaj *Oxyteuthis* wutworach walanżyńskich na Nizu Polskim. – Kwartalnik Geol., 3: 415–419, 2 Taf.; Warschau (in Polnisch).

BLÜTHGEN, J. (1936): Die Fauna und Stratigraphie des Oberjura und der Unterkreide von König-Karl-Land. – 91 S., 2 Abb., 1 Tab.; 8 Taf.; Grimmen (Pommern).

CASEY, R. (1973): The ammonite succession at the Jurassic/Cretaceous boundary in eastern England. – In: The Boreal Lower Cretaceous (CASEY, R. & RAWSON, P. F., Eds.), Geol. Journ. Spec. Iss., 5: 193–266, 5 Abb., 10 Taf.; Liverpool.

— — & RAWSON, P. F. (Eds.) (1973): The Boreal Lower Cretaceous. – Geol. Journ. Spec. Iss., 5: 448 S.; Liverpool.

COMBÉMOREL, R. (1973): Les Duvaliidae Pavlow (Belemnitida) du Cretacé inférieur Français. – Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 57: 131–185, 34 Tab., 5 Taf.; Lyon.

GAIDA, K.-H., KEMPER, E. & ZIMMERLE, W. (1978): Das Oberapt von Sarstedt und seine Tuffe. – Geol. Jb., A 45: 43–123, 8 Abb., 11 Tab., 8 Taf.; Hannover.

GLASUNOVA, A. E. (1969): (Einige frühcretazische Belemniten der russischen Tafel). – Trudy vsesnjusnogo nautschissledovatelsnogo geol. Inst., nov. Ser., 130 (= Biostratigraf. Sbornik, 4): 221–244, 4 Taf.; Leningrad.

HALLAM, A. (Ed.) (1973): Atlas of palaeobiogeography. – 531 S.; Amsterdam/London/New York (Elsevier).

HUGHES, N. F. (Ed.) (1973): Organisms and continents through time. – Spec. Pap. Paleont., 12: 334 S., Pal. Ass.; London.

IMMEL, H. & MUTTERLOSE, J. (1980): Barrême-Cephalopoden aus dem kretazischen Untergrund des Stadtgebietes von Hannover (NW-Deutschland). – Paläont. Z., 54, 3/4: 241–266; Stuttgart.

JELETZKY, J. A. (1981): Lower Cretaceous diplobelinid belemnites from the Anglo-Paris Basin. – Palaeontology, 24, 1: 115–145, 5 Taf.; London.

KEMPER, E. (1976): Geologischer Führer durch die Grafschaft Bentheim und die angrenzenden Gebiete. – 5. Aufl., 206 S., 42 Abb., 13 Tab., 34 Taf.; Nordhorn.

— — , ERNST, G. & THIERMANN, A. (1978): Exkursionsführer zur Exkursion A zum Symposium „Deutsche Kreide" in Münster.

— — , RAWSON, P. F. & THIEULOY, J.-P. (1981): Ammonites of Tethyan ancestry in the early Lower Cretaceous of north-west Europe. – Paleontology, 24, 2: 251–311, 14 Taf.; London.

KOENEN, A. v. (1902): Die Ammoniten des nordwestdeutschen Neocom. – Textbd. 451 S., Tafelbd. 55 Taf.; Berlin.

LILLO BEVIA, J. (1975): Belemnites del sur de Alicante. – Estudios Geologicos, 31: 385–395, 3 Taf.; Madrid.

MAREK, S. & RACZYNSKA, A. (1978): Paläogeographie der Unterkreide des nordpolnischen Beckens. – In: WIEDMANN, J.

(Ed.): Aspekte der Kreide Europas. IUGS Series A, **6**: 447–462, 4 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

MICHAEL, E. (1974): Zur Palökologie und Faunenführung des norddeutschen Unter-Kreide-Meeres. – Geol. Jb., A **19**: 63 S., 9 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Hannover.

— — (1979): Mediterrane Fauneneinflüsse in den borealen Unter-Kreide-Becken Europas, besonders Nordwestdeutschlands. – In: WIEDMANN, J. (Ed.): Aspekte der Kreide Europas. IUGS Series A **6**: 305–321, 4 Abb.; Stuttgart.

MIDDLEMISS, F. A. (1979): Boreal and Tethyan Brachiopods in the European early and middle Cretaceous. – In: WIEDMANN, J. (Ed.): Aspekte der Kreide Europas. IUGS Series A **6**: 351–361, 3 Abb.; Stuttgart.

— — , RAWSON, P. F. & NEWALL, G. (Eds.) (1971): Faunal provinces in space and time. – Geol. J. Spec. Iss., **4**: 236 S.; Liverpool.

MUTTERLOSE, J. (1978): Ontogenie und Phylogenie der Belemnitenart *Hibolites jaculoides* SWINNERTON, 1937 aus dem Hauterivium (Unterkreide) von NW-Deutschland (Sarstedt) und NE-England (Speeton). – Mitt. geol. Inst. Techn. Univ. Hannover, **16**: 37–117, 22 Abb., 1 Tab., 5 Taf.; Hannover.

— — (1979): Vertreter der Unterfamilie Duvaliinae Pavlow (Belemnitida) aus dem Hauterive (Unter-Kreide) von NW-Europa. – In: WIEDMANN, J. (Ed.): Aspekte der Kreide Europas. IUGS Series A, **6**: 121–127, 1 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

— — (1980): Zur Gliederung des Unter-Barrême in NW-Europa mit Hilfe der Unter-Familie Oxyteuthinae STOLLEY (Belemnitida). – Newsl. Stratigr., **3** (3): 238–243, 2 Tab.; Berlin, Stuttgart.

— — (1983): Phylogenie und Biostratigraphie der Unterfamilie Oxyteuthinae (Belemnitida) aus dem Barrême (Unter-Kreide) NW-Europas. – Paläontographica Abt. A, im Druck.

PINCKNEY, G. (1974): The belemnite genus *Acroteuthis* in the late Jurassic and early Lower Cretaceous. – Unveröff. Diss., 239 S., 25 Abb., 10 Taf.; London.

— — & RAWSON, P. F. (1974): *Acroteuthis* assemblages in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of northwest Europe. – Newsl. Stratigr., **3** (3): 193–204, 3 Abb.; Leiden.

RAWSON, P. F. (1971): The Hauterivian (Lower Cretaceous) biostratigraphy of the Speeton Clay of Yorkshire, England. – Newsl. Stratigr., **1**, 4: 61–76, 3 Abb.; Leiden.

— — (1973): Lower Cretaceous (Ryazanian-Barremian) marine connections and cephalopod migration between the Tethyan and Boreal Realms. – In: The Boreal Lower Cretaceous (CASEY, R. & RAWSON, P. F., Eds.), Geol. J. Spec. Iss., **5**: 131–144, 4 Abb.; Liverpool.

— — (1981): Early Cretaceous ammonite biostratigraphy and biogeography. – In: The Ammonoidea (HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R., Eds.), Syst. Assoc., spec. vol., **18**: 499–529, 7 Abb.; London/New York.

ROHN, K. P. (1959): Bericht über das Apt-Profil der Tongrube der Ziegelei Gott am Moorberg bei Sarstedt. – Interner Ber. Niedersächs. Landesamt Bodenforsch.; Hannover.

SAKS, V. N. & NALNYAEVA, T. I. (1975): The Berriasian marine faunas, Belemnitida. – In: (The Jurassic-Cretaceous Boundary and the Berriasian Stage in the Boreal Realm. (Ed. SAKS, V. N.), Jerusalem: Israel Progr. Sci. Transl. (Translation of Soviet edition published by NAUKA, Novosibirsk, 1972).

— — & NALNYAEVA, T. I. (1972): Belemnite assemblages from the Jurassic-Cretaceous boundary beds in the Boreal Realm. – In: The Boreal Lower Cretaceous (CASEY, R. & RAWSON, P. F., Eds.), Geol. J. Spec. Iss., **5**: 393–400, 1 Tab.; Liverpool.

SCHWETZOFF, M. S. (1913): Les Bélemnites infracrétacées de l'Abkhasie (Gagry-Soukhoum). – Ann. Géol. Minér. Russie, **15** (2–3): 43–74, 4 Taf.; Novo-Alexandria (Russ. m. franz. Zusammenfassung).

SPAETH, CHR. (1971): Untersuchungen an Belemniten des Formenkreises um *Neohibolites minimus* (MILLER 1826) aus dem Mittel- und Ober-Alb Nordwestdeutschlands. – Beih. geol. Jb., **100**: 127 S., 27 Abb., 1 Tab., 9 Taf.; Hannover.

— — , HOEFS, J. & VETTER, U. (1971): Some aspects of isotopic composition of belemnites and related paleotemperatures. – Geol. Soc. Amer. Bull. **82**: 3139–3150, 13 Abb.

STEVENS, G. R. (1963): Faunal Realms in Jurassic and Cretaceous Belemnites. – Geol. Mag., **100**, (6): 481–497, 8 Abb.

— — (1965): The Jurassic and Cretaceous Belemnites of New Zealand and a review of the Jurassic and Cretaceous Belemnites of the Indo-Pacific Region. – New Zealand geol. Surv., Palaeont. Bull., **36**: 243 S., 43 Abb., 25 Taf.; Wellington.

— — (1973): Cretaceous Belemnites. – In: Atlas of Palaeobiogeography (HALLAM, A., Ed.): 385–401, 5 Tab., 1 Taf.; Amsterdam/London/New York.

STOLLEY, E. (1911): Studien an den Belemniten der unteren Kreide Norddeutschlands. – Jber. niedersächs. geol. Ver., **4**: 174–191, 2 Taf.; Hannover.

— — (1919a): Die Systematik der Belemniten. – Jber. niedersächs. geol. Ver., **11**: 1–59, 1 Tab.; Hannover.

— — (1919b): Die Hiboliten und Neohiboliten der unteren Kreide in der Lethaea geognostica. – Jber. niedersächs. geol. Ver., **12**: 1–20, 1 Taf.; Hannover.

— — (1925): Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden der norddeutschen Kreide. 1. Die Belemniten der norddeutschen unteren Kreide. 2. Die Oxyteuthidae des norddeutschen Neokoms. – Geol. paläont. Abh., N. F., **14**: 177–212, 8 Taf.; Jena.

STOYANOVA-VERGILOVA, M. (1964): Répartition stratigraphique des bélemnites du crétacé inférieur du Bulgarie. – Rev. of the Bulgarian Geol. Soc., **25**, 2: 137–150; Sofia (in Bulg.).

— — (1965a): Nouvelles espèces des belémnites du crétacé inférieur en Bulgarie. – Trav. Géol. Bulgarie, ser. Paléont., **7**: 151–177, 7 Taf.; Sofia (in Franz.).

— — (1965b): Représentants de la sous-famille Duvaliinae PAVLOW (Belemnitida) du crétacé inférieur en Bulgarie. – Trav. Géol. Bulgarie, ser. Paléont., **7**: 179–223, 8 Taf.; Sofia (in Franz.).

— — (1970): Les fossiles de Bulgarie, IVa crétacé inférieur, Belemnitida. – Acad. bulg. Sci. Sofia, 72 S., 4 Abb., 33 Taf.; Sofia.

SWINNERTON, H. H. (1936–1955): A Monograph of British Lower Cretaceous Belemnites. – Palaeontogr. Soc., T. 1–5, 86 S., 18 Taf.; London.

TARKIAN, M. (1968): Bericht über die feinstratigraphische Profilaufnahme und biostratigraphische Aufsammlungen im Barrême und Apt der Gottschen Ziegelei bei Sarstedt. – Interner Ber. Niedersächs. Landesamt Bodenforsch.; Hannover.

VASICEK, Z. (1978a): Untersuchungen an Kreide-Belemniten der schlesischen Einheit (Äußere Karpaten, Tschechoslowakei) I. Teil. – Cas. slez. Muz. Opava (A), **27**: 1–16, 1 Abb., 2 Taf.; Opava.

— — (1978b): Untersuchungen an Kreide-Belemniten der Schlesischen Einheit (Äußere Karpaten, Tschechoslowakei) II. Teil. – Cas. Slez. Opava (A), **27**: 113–123, 1 Taf.; Opava.